Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Sur quelques relations taxonomiques chez les Mallophages (Insecta, Phthiraptera) (1)

par

JOÃO TENDEIRO

Centro de Zoologia, Lisbonne

Basée surtout en nos travaux de recherche sur les Mallophages pendant presque 30 ans, cette communication a pour objet la discussion de quelques points de taxonomie structurale, nommément la valeur et le choix des caractères morphologiques significatifs comme éléments de diagnose, aussi bien que l'apport décisif des rapports phylogénétiques et de parenté, la coévolution des hôtes et des parasites et la spécificité parasitaire.

Comme en 1668 Redi l'avait déjà dit pour les Mallophages, Von Ihering (1891, 1902) soutint que les parasites étaient un bon indice de parenté des respectifs hôtes, et que deux espèces étaient apparentées si elles avaient des parasites identiques ou semblables (in Manter, 1940, 1955). Postérieurement, l'étude simultanée des hôtes et des parasites, nommée «méthode de Von Ihering» par Metcalf (1929) et «règle de Fahrenholz» par Eichler (1941), fut employée en large échelle dans nombreux parasites; elle passa a être connue, après la publication en anglais de l'oeuvre d'Hennig sur Systématique Phylogénétique (1966), par «méthode parasitologique d'Hennig» (Brooks, 1979—1981; Holmes & Price, 1980).

Nitzsch et Kellogg ont expliqué la présence de populations du même genre ou de la même espèce de Mallophages sur des hôtes différents par l'hypothèse de l'evolution retardée, c'est-à-dire par une mutabilité des parasites inférieure à celle des hôtes. Pour Hopkins (1942) cette évolution plus lente fait que la ressemblance entre les parasites trouvés en deux groupes d'oiseaux donne une bonne preuve de parenté, même quand l'évolution des hôtes renda obscures leurs rapports.

Des conclusions plus ou moins coïncidantes ont été énoncées par divers auteurs, parmi lesquels Harrison (1914), Eichler (1941—1948), Th. Clay (1948—1957), Mayr (1957), Manter (1966), Hennig (1966, 1979), Laksminarayana (1977), P. W. Price (1977), Ernst & Ernst (1980) et Brooks (1979—1981).

---

(1) Communication au Ve Congrès International de Parasitologie, Toronto, Canada, août 1982.

Si deux populations isolées d'Oiseaux originent une nouvelle espèce il n'y aura plus de contacts entre leurs Mallophages, même si elles deviennent sympatriques (Th. Clay, 1949). Cette situation susciterait alors une position identique à celle des populations des îles isolées par la disparition des liaisons terrestres.

Pour Kéler (1958), bien que l'évolution retardée soit théoriquement possible, elle n'a pas été confirmée ni représente une règle d'importance générale chez les Mallophages. Pour lui, la simple distribution peut expliquer dans la plupart des cas l'existence de populations conspécifiques ou congénériques de Mallophages sur plusieurs hôtes. D'après Tendeiro (1965), on peut penser à un phénomène inverse, où l'évolution des Mallophages s'aurait fait beaucoup plus vite que celle de leurs hôtes [selon Hennig (1981) à partir du Mésozoïque, comme descendants de la faune entomologique du Paléozoïque], conditionnant, par irradiation explosive précoce, l'éclosion prématurée de formes génériques très diversifiées, sorties de troncs communs et parasitant les mêmes groupes d'animaux. Bien plus tard, la grande spéciation des hôtes dans une période géologique plus avancée aurait coïncidé avec le ralentissement de l'intensité évolutive des parasites. Comme conséquence de la coévolution des hôtes et des parasites, les mêmes ou quelques formes prochaines continueraient à parasiter des hôtes en cours de différentiation. Ainsi, au lieu d'une évolution retardée, il y aurait eu une discordance allochronique entre l'évolution des Mallophages, reculée dans le temps, et l'évolution plus récente des Oiseaux. Bien qu'il s'agit s'un mécanisme très différent dans ses aspects intrinsèques de la règle de Nitzsch-Kellogg, les résultats se superposent apparemment, avec les Mallophages dans un état évolutif plus avancé et correspondant possiblement, en certains cas, à des périodes de variabililité décroissante ou de spécialisation (spéciation ou sous-spéciation) et, en d'autres, à des finales de séries permettant seulement des variations individuelles.

Les caractères significatifs pour la diagnose taxonomique des Mallophages étudiés sont parfois très différents selon les taxa, soit pour les familles, les groupes d'espèces, les espèces, les sous-espèces, les dèmes et d'autres populations, géographiques ou écologiques, avec des variations plus ou moins évidenciables. Pour n'avoir pas entré encore en compte avec la valeur diagnostique de l'appareil copulateur des mâles, établie peu avant par Waterston (1914, 1915) pour les Mallophages du genre *Philopterus* Nitzsch, Harrison (1916) inclut les formes alors connues de *Columbicola* dans son «*Esthiopterum columbae*»; cette valeur est presque nulle dans certains genres, comme *Physconelloides* Ewing et la plupart des espèces d'*Auricotes* Kéler (Tendeiro, 1976, 1980). De même en ce qui concerne les antennes, considérées en temps dans la distinction de certaines sous-familles (Kéler, 1939; Séguy, 1944) mais parfois de valeur générique ou à peine spécifique. Dans l'autre extrême, Scharf & R. D. Price (1977) adoptent les longueurs absolue et relative des soies pré-oculaires comme premier caractère distinctif pour les clés dichotomiques des sous-genres du genre *Amyrsidea* Ewing, comme Tendeiro, à partir de 1962, l'avait fait usant la disposition relative des

macrochètes et des soies ptérothoraciques pour les deux grands types (2 + 2 ou 3 + 1) et les groupes du genre *Columbicola* Ewing. Tendeiro (1967) indiqua comme élément de diagnose différentielle entre *Columbicola xavieri* Tendeiro et *C. harrisoni* Tendeiro la longueur relative des soies post-temporales par rapport aux soies postérieures du vertex; les longueurs de ces mêmes soies et de la soie ptérothoracique interne furent considérées très significatives ou significatives de la distinction entre *C. elbeli* Tendeiro, *C. phoenicopterae* Tendeiro et *Columbicola* sp. (Tendeiro, sous presse). Chez les Goniodidés des Columbiformes, les caractères plus significatifs pour la diagnose des genres sont le dimorphisme sexuel dans la région oculaire ou temporale, la disposition des cônes latéraux, associée à la présence ou non de procès ventraux paramédians, le dimorphisme des antennes, les bandes temporales marginales renforcées ou non, l'abdomen normal ou foliacé, les plaques pleurales simples, renforcées ou avec quelque autre disposition, l'appareil copulateur du mâle simple ou plus ou moins compliqué, la chètotaxie vulvaire et la présence et disposition de gonapophyses chez les femelles (Tendeiro, 1975).

Les tourterelles du genre *Streptopelia* Bonaparte, aux Mallophages desquelles nous allons donner une attention particulière, peuvent être réparties en quatre groupements principaux (Goodwin, 1970, 1978). Le premier forme le groupe *turtur* (*S. turtur*, *S. orientalis*, *S. lugens* et *S. hypopyrrha*), largement réprésenté en Europe, Asie et Afrique; le deuxième comprend une seule espèce, *S. tranquebarica*, du sud-est de l'Asie, jusqu'aux îles Philippines et Adaman; un troisième groupe, plus nombreux, est formé par la super-espèce *roseogrisea* (*S. roseogrisea*, *S. decaocto* et *S. bitorquata*), *S. reichenowi*, *S. decipiens*, *S. semitorquata* et la super-espèce *vinacea* (*S. vinacea* et *S. capicola*) et se répand par l'Afrique et l'Asie; le quatrième, avec les espèces *S. senegalensis* et *S. chinensis*, a une large distribution en Afrique et Asie, jusqu'à l'Insulinde. Le genre n'existe pas au Nouveau Monde ni dans l'Australie.

Le genre *Coloceras* Taschenberg est représenté sur les *Streptopelia* par neuf espèces, dont une, *C. britannicum* Tendeiro, de l'Europe, quatre, *C. truncatum* Tendeiro, *C. hoogstraali* Tendeiro, *C. funebreae* Tendeiro et *C. tandani* Tendeiro, exclusivement africaines, une, *C. piageti* (Johnston & Harrison), euro-afro-asiatique, et trois, *C. chinense* (Kellogg & Chapman), *C. absimile* Tendeiro et *C. streptopeliae* (Carriker), orientales.

Au contraire de l'exclusion mutuelle que nous allons rencontrer chez *Columbicola theresae* et *C. fulmecki* par rapport à *Streptopelia chinensis*, les espèces *Coloceras piageti* et *C. chinense* se comportent comme des parasites alloxènes (dans le sens donné par H. Friedmann, 1967, au terme «alloxenic», espèces avec de différentes espèces d'hôtes, en opposition à «homoxenic») et partiellement sympatriques.

En Afrique on rencontre *C. piageti*, espèce monotypique dans laquelle la disposition des gonapophyses a une valeur diagnostique spécifique chez la femelle,

sur des *Streptopelia*: 1 — de la super-espèce *vinacea* (*S. vinacea barbaru*, *S. capicola electa*, *S. capicola damarensis* et *S. c. capicola*); 2 — de la super-espèce *roseagrisea* (*S. roseagrisea bornuensis*, *S. r. roseagrisea* et *S. bitorquata* subsp.); 3 — la *Streptopelia decipiens* (*S. decipiens permista*); 4 — la *Streptopelia semitorquata* (*S. s. semitorquata*); 5 — du groupe d'espèces *turtur* (*S. t. turtur*, *S. turtur arenicola* et *S. turtur isabelina*); et 6 — la *S. senegalensis* (*S. senegalensis aegyptiaca*, *S. s. senegalensis* et *S. senegalensis aequatorialis*). L'espèce couvre ainsi tous les groupements et espèces non groupées de *Streptopelia* considérés par Goodwin, à l'exception de *S. picturata*, de la Sous-Région Malgache, et, peut-être par faute de prélèvements, de *S. reichenowi*, espèce d'ailleurs restreinte à des aires limitées du sud de l'Éthiopie, Somalie et Kenya, où elle est sympatrique avec *S. capicola* et *S. decipiens*. En outre, *C. piageti* a été étudié par nous sur toutes les espèces de *Streptopelia* connues en Asie, respectivement: 1 — *S. decaocto*, de la super-espèce *roseogrisea*, avec une distribution géographique qui va de l'Europe à la Chine, Corée et Japon, les spécimens vus étant de la sous-espèce nominative, de la Roumanie, Tchécoslovaquie et Inde; 2 — *S. tranquebarica*, de l'Asie orientale et méridionale, jusqu'aux îles Philippines et Adaman, en des spécimens de *S. t. tranquebarica*, de l'Inde; 3 — *S. chinensis*, de l'Inde, Sri Lanka, Région Indo-Malaise et Chine méridionale, nos observations étant de *S. chinensis suratensis*, de l'Inde, et de *S. chinensis tigrina*, sans indication d'origine; et 4 — *S. senegalensis*, de l'Afrique, Arabie, Afghanistan et Turkestan, tous nos exemplaires étant de provenance africaine. Nous l'identifiâmes aussi sur *Turtur abyssinicus delicatulus* (Ouganda), *T. chalcospilos volkmanni* (Afrique occidentale), *T. brehemeri infelix* (Libéria) et *T. tympanistria fraseri* (Togo).

Coloceras chinense (Kellogg & Chapman) fut signalé exclusivement en Asie, sur *Streptopelia chinensis ceylonensis* (Sri Lanka), *S. ch. chinensis* (matériel pas vu par nous), *S. chinensis tigrina* (Thaïlande et Haute Birmanie) et *S. chinensis* subsp. (Taïwan), aussi bien que sur *S. orientalis agricola* (Thaïlande) et *Macropygia unchall tusalia* (Thaïlande).

Une espèce très distincte, *Coloceras truncatum*, se trouve aussi sur *Streptopelia s. semitorquata*, en sympatrie sans exclusion compétitive avec *C. piageti* au Mozambique, sur *S. semitorquata erythrophys* et *S. lugens funebrea*, du groupe *turtur*, aussi bien que sur *Turtur afer mearnsi*; autre, *Coloceras britannicum*, sur *S. t. turtur*; une autre, *Coloceras funebreae*, sympatrique au Kenya avec *C. truncatum*, sur *S. lugens funebrea*; et une autre encore, *Coloceras tandani*, sur *S. s. semitorquata* et *S. capicola tropica*. Deux espèces, *Coloceras hoogstraali* et *C. absimile*, parasites respectivement de *S. p. picturata* et de *S. picturata chuni*, sont endémiques de la Sous-Région Malgache.

Le genre approché *Nitzschiella* Kéler est représenté dans les Columbiformes du genre *Streptopelia* par: 1 — *N. hilli* (Bedford), sur *S. v. vinacea* (Togo), *S. vinacea barbaru* (Ouganda), *S. capicola tropica* (Zimbabwè et Zaïre), *S. capicola* subspp. (Zaïre et Éthiopie), *S. d. decaocto* (Israel), *S. decipiens permista*

(Ouganda), *S. s. semitorquata* (Ouganda, Zimbabwè et Afrique du Sud), *S. semitorquata erythrophys* (Togo), *S. s. senegalensis* (Togo et Éthiopie), *S. senegalensis aegyptiaca* (Égypte) et *S. senegalensis aequatorialis* (Aden, Israel et Mozambique); 2 — *N. lativentris* (Uchida), sur *S. ch. chinensis* (Taïwan), *S. chinensis tigrina* (Thaïlande) et *S. chinensis suratensis* (Himalaya); et 3 — *N. orientalis* Tendeiro, sur *S. orientalis agricola* (Inde et Thaïlande) et *S. orientalis meena* (Inde).

En ce qui concerne le genre *Columbicola* Ewing, voyons à quel point est-il possible d'en établir des inter-actions cohérentes et des situations parallèles de coévolution déterminées par ou déterminantes des rapports taxonomiques et de spécificité entre les hôtes et les Mallophages, surtout quant à *C. theresae* Ansari et *C. fulmecki* Eichler.

Avec une gamme d'hôtes plus limitée que celle de *Coloceras piageti*, *Columbicola theresae* fut rencontré sur: 1 — les *Streptopelia* de la super-espèce *vinacea*, respectivement *S. v. vinacea* (Togo), *S. c. capicola* (Transvaal, Congo et Bechuanaland), *S. capicola tropica* (Togo et Zaïre) et *S. capicola damarensis* (Namibia); 2 — *S. decipiens permista* (Ouganda); 3 — *S. senegalensis aegyptiaca* (Égypte), *S. s. senegalensis* (Soudan et Zimbabwè), *S. senegalensis aequatorialis* (Aden et Namibia), *S. senegalensis thome* (S. Thomé) et *S. senegalensis cambayensis* (Inde); 4 — *S. t. tranquebarica* (Inde) et *S. tranquebarica humilis* (Thaïlande); 5 — *S. chinensis suratensis* (Inde); et 6 — *Oena c. capensis* (Angola). L'espèce est substituée, sur *Streptopelia chinensis tigrina,* par *Columbicola fulmecki*, lequel a été trouvé par nous aussi sur *Geopelia striata maugea* (Timor) (2). Cette substitution de *C. theresae* par *C. fulmecki* sur *Streptopelia chinensis tigrina* se doit peut-être surtout a un phénomène de spécialisation écologique, le milieu étant représenté par l'hôte, par invasion suivie d'exclusion compétitive. Le facteur géographique ne paraît pas y avoir eu un rôle important. En effet, bien que *C. fulmecki* soit la seule espèce connue de *Columbicola* parasite de *S. chinensis tigrina*, le matériel typique d'Eichler était de Sumatra et nous l'avons étudié à partir de spécimens de la Birmanie, la Thaïlande et le Timor. Toutefois, comme Kéler (1958) l'a fait par rapport à des Mallophages communs aux Ardeidae et Ciconiidae et aux Anatidae et Phoenicopteridae, on pourrait expliquer la présence en exclusivité de *Columbicola theresae* sur *Streptopelia chinensis suratensis*, et de *C. fulmecki* sur *S. chinensis tigrina*, par la simple distribution géographique

(2) Et, encore, sur *S. c. capicola,* de la super-espèce *vinacea*, par *Columbicola meinertzhageni meridionalis* Tendeiro (Afrique du Sud); sur *S. d. decaocto,* de la super-espèce *roseogrisea*, par *C. columbae bacillus* (Giebel) (Inde, Bulgarie, Tchécoslovaquie et Roumanie); sur *S. s. semitorquata,* par *C. columbae bacillus* (Ouganda) et *C. m. meinertzhageni* Tendeiro (Angola); sur *S. semitorquata erythrophys,* par *C. columbae bacillus* (Togo); sur *S. t. turtur,* par *C. columbae bacillus* (Angleterre et Tchécoslovaquie); sur *S. o. orientalis* (Taïwan) et *S. orientalis agricola* (Inde et Thaïlande), par *C. turturis* (Uchida); et, sur *S. o. orientalis* (Inde), *S. orientalis meena* (Afghanistan) et *S. lugens funebrea* (Kenya), par *C. orientalis* Tendeiro.

des hôtes — soit par la méthode chorologique, dérivée des étroits rapports entre les espèces et l'espace, usés comme critérium de parenté phylogénétique entre elles («critérium de vicariance») (Hennig, 1979) —, sans besoin d'invoquer quelque mécanisme d'évolution avancée, parallèle ou retardée. Toutefois, le problème se complique par le fait de l'existence de *C. theresae* dans la Thaïlande, sur *S. tranquebarica humilis*.

En outre, on rencontre une situation nette de convergence entre les *Columbicola* du groupe *streptopeliae* Tendeiro, inféodé à des espèces africaines des genres *Streptopelia* Bonaparte et *Oena* Swainson (avec des formes larges et à tête modifiée, mais apparentées par la structure identique de l'appareil copulateur des mâles au *C. meinertzhageni* Tendeiro, de type normal, du groupe *passerinae* Tendeiro), et les espèces orientales et australiennes du groupe *longiceps* Tendeiro, d'une ligne phylogénétique synapomorphe tout-à-fait différente, parasites d'espèces des genres *Ducula* Hodgson, *Megaloprepia* Reichenbach, *Leucotreron* Bonaparte et *Goura* Stephens, aussi bien que d'un Oriolidé du genre *Sphecotheres* Vieillot, avec une spécialisation apomorphe progressive de la tête aboutissant au même type.

Un autre genre, *Turturicola* Th. Clay & Meinertzhagen, est de même entièrement inféodé aux *Streptopelia*. Trois espèces sont parasites de taxa de la super-espèce *vinacea*, respectivement *T. verheyeni* Tendeiro, de *S. v. vinacea* (Togo), *T. puylaerti* Tendeiro, de *S. vinacea* [*savannae*?] (Cameroun) et *S. clayae* Tendeiro, de *S. c. capicola* (Transvaal) et *S. capicola damarensis* (Transvaal); deux, de la super-espèce *roseogrisea*, *T. salimali* Th. Clay & Meinertzhagen, de *S. d. decaocto* (Inde), et *T. arabica* Tendeiro, de *S. roseogrisea arabica* (Aden); une, *T. thompsoni* Tendeiro, de *S. decipiens* [*permista*?] (Soudan); une, *T. sudanicus* (Mjöberg), de *S. s. semitorquata* (Soudan); et une, *T. cruzesilvai* Tendeiro, de *S. senegalensis aequatorialis* (Transvaal) et *S. senegalensis cambayensis* (Inde).

Dans le Nouveau Monde, Goodwin (1970) pense qu'il y a des affinités phylogénétiques entre les tourterelles des genres *Geotrygon* Gosse et *Zenaida* Bonaparte, lesquelles auraient divergé d'un tronc commun. La présence de *Columbicola macrourae* (Wilson) sur des Columbidés des deux genres est en faveur de cette parenté; néanmoins, vu le parasitisme par l'espèce de Pigeons du genre *Leptotila*, elle peut s'expliquer par le facteur géographique. Pour Keirans (1967), *Columbicola macrourae* serait limité à la partie orientale de l'aire de *Zenaida macroura* et est apparemment remplacé par *C. baculoides* (Paine) dans la partie occidentale. Cette observation ne coïncide pas avec les nôtres, une fois que nous avons rencontré les deux espèces sur *Z. macroura carolinensis*, de l'est de l'Amérique du Nord, et sur *Z. macroura marginella*, de l'ouest, parfois dans le même lot, voire dans la même lame; elles furent également obtenues ensemble au Paraguay, sur *Columbina p. picui*. En outre, on rencontra *C. macrourae* aussi à l'est, aux Grandes Antilles, sur *Zenaida aurita zenaida*, *Z. a. asiatica*, *Columba squamosa* et *C. leucocephala* (Tendeiro, sous presse), qu'au sud et à l'ouest, dans la

Californie, sur *Columba f. fasciata*, la Costa Rica, sur *Columba subvinacea*, la Bolivie, sur *Leptotila verreauxi* [*decipiens*?], et la Colombie, sur *Geotrygon m. montana*. *Columbicola baculoides* a une distribution plus limitée et, en dehors des États-Unis, a été vu seulement au Pérou, sur *Columba p. picazuro*, et au Paraguay, sur *Columbina p. picui*.

Goodwin (1970) fit tomber *Megaloprepia*, de même que *Leucotreron* et *Chrysoena*, dans la synonymie du genre *Ptilinopus*. En tenant compte des respectifs *Columbicola* il paraît que ce point de vue doit être repensé. En effet, en suivant la systématisation de Peters (1937), les Columbiformes du genre *Ptilinopus* s. str. sont les hôtes habituels du *C. e. emersoni* Tendeiro, du groupe *gracilicapitis*, rencontré par nous sur *P. coralensis* [*coralensis*?], *P. greyi*, *P. melanospila margaretha*, *P. p. pulchellus*, *P. richardsi cyanopterus*, *P. s. superbus*, *P. jambu* et *P. wallaci*; une autre sous-espèce, *C. emersoni curtus* Tendeiro, fut rencontrée sur *P. purpuratus*. Dans les *Megaloprepia* le genre *Columbicola* est représenté par *C. harrisoni* Tendeiro, du groupe *longiceps*, soit d'une lignée évolutive tout à fait différente, parasite de *Ducula j. jobiensis*, *D. p. pinon*, *Megaloprepia magnifica assimilis* et *M. m. magnifica*. La simplicité du schéma hôte/parasite (*Ptilinopus/Columbicola emersoni* — *Megaloprepia/Columbicola harrisoni*) s'ecroulerait ainsi en face du nouvel arrangement de Goodwin. Et ça sera bien?

Tendeiro (1972) créa le genre *Patellinirmus* pour trois espèces parasites de Treroninés du genre *Hemiphaga*, de la Sous-Région Néo-Zélandaise, respectivement: 1 — *P. novaeseelandiae* Tendeiro, de *H. n. novaeseelandiae*, de la Nouvelle-Zélande; 2 — *P. harrisoni* Tendeiro, de *H. novaeseelandiae chathamensis*, des îles Chatham; et 3 — *P. restinctus* Tendeiro, de *H. novaeseelandiae spadicea*, de l'île Norfolk, actuellement éteinte. De même que pour *Columbicola theresae* et *C. fulmecki* par rapport à *Streptopelia ch. chinensis* et *S. chinensis tigrina*, la présence d'espèces bien différenciées de Mallophages sur des Oiseaux très prochains mais avec des caractères morphologiques de quelque sorte distinctifs justifie que le parasitologiste demande à l'ornithologue si ces Oiseaux sont des sous-espèces ou bien des espèces indépendantes, comme ils furent longtemps considérés (vide Salvadori, 1893).

Les Columbiformes sont parasités par un certain nombre d'espèces appartenant à des genres de Goniodidés rapprochés de ceux des Galliformes, aussi par la morphologie externe que par la structure de l'appareil copulateur des mâles (Th. Clay, 1958). Les formes les moins spécialisées des Columbiformes — *Saussurites* Tendeiro, *Auricotes* Kéler et *Physconelloides* Ewing — se rattachent au genre *Goniocotes* Burmeister, des Galliformes. *Aurinirmus*, un genre créé par nous pour quelques espèces parasites des Megapodiidés, s'approche beaucoup du *Saussurites clayae* (Tendeiro), d'un Columbidé, *Caloenas n. nicobarica*, surtout, chez la femelle, par la disposition du segment postérieur de l'abdomen et de l'ouverture génitale, mais se distingue par la présence de formations auriculiformes semblables à celles des *Auricotes*. Ce nouveau genre, malgré quelques

différences fondamentales, a plus d'affinités avec les genres *Saussurites* et *Auricotes*, des Columbiformes, et *Goniocotes* Burmeister, des Galliformes, qu'avec ceux inclus par Th. Clay (1947) dans le genre *Goniodes* Nitzsch, aussi des Galliformes.

L'acceptation a priori d'une étroite spécificité des Mallophages au niveau générique et un raisonnement par analogie sans observation de matériel de l'hôte typique porta Price & Beer (1963) à une interpretation incorrecte sur la présence de *Colpocephalum zerafae* Ansari le long des faucons du genre *Falco* Linné autres que *F. jugger* et *F. biarmicus abyssinicus*; et, de même, Scharf & Price (1977) à des conclusions érronées à propos de la présence d'*Amyrsidea lopesi* (Tendeiro) sur *Guttera p. plumifera*, à côté d'*A. plumiferae* Scharf (Tendeiro, 1980).

Résumé

Se basant sur des recherches effectuées pendant près de 30 ans en taxonomie structurale de Mallophages parasites des Oiseaux, l'auteur discute quelques points en rapport avec les caractères significatifs et leur valeur relative, la distribution sympatrique et allopatrique, la spéciation géographique et écologique, l'invasion de nouveaux hôtes suivie ou non d'exclusion compétitive, le parallélisme et (ou) convergence, les inter-actions et la coévolution hôte—parasite déterminés par ou déterminant les rapports taxonomiques et la spécificité parasitaire. Du point de vue morphologique, une référence spéciale est faite à l'importance relative de quelques structures comme éléments de diagnose en des genres prochains, nommément l'appareil copulateur et les antennes des mâles. Les observations ont été faites surtout sur des taxa parasites des Columbiformes et des Galliformes, avec spéciale référence au genre *Columbicola* Ewing et à quelques Goniodidés.

Summary

With basis on research work done for almost thirty years on structural taxonomy of Mallophaga inhabiting birds, some points are discussed about the diagnostic characters and correlation weighting, sympatric and allopatric distribution, geographic and ecological speciation, invasion followed or not by competitive exclusion, parallelism and (or) convergence, host—parasite interactions and coevolution determined by or determinating taxonomic relationships and specificity. In morphological grounds, special reference is made to the relative weighting on related genera of some structures, viz. the male genitalia and antennae, as diagnostic characters. The observations were made mainly on taxa parasitizing the Columbiformes and Galliformes, with special emphasis to the genus *Columbicola* Ewing and some genera of Goniodidae.

Bibliographie

Amadon, D. (1966): The superspecies concept. — Syst. Zool. 15 (3): 245—249.
— & L.L. Short (1976): Treatment of subspecies approaching species status. — Syst. Zool. 25 (2): 161—167.

Brooks, D.R. (1979): Testing the context and extent of host—parasite coevolution. — Syst. Zool. 28 (3): 299—307.
— (1980): Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure. — Syst. Zool. 29 (2): 192—203.
— (1980): Brooks response to Holmes and Price. — Syst. Zool. 29 (2): 214—215.
— (1981): Raw similarity measures of shared parasites: an empirical tool for determining host phylogenetic relationships. — Syst. Zool. 30 (2): 203—207.
— (1981): Hennig's parasitological method: A proposed solution. — Syst. Zool. 30 (3): 229—249.
Clay, Th. (1940): Genera and species of Mallophaga occurring on Gallinaceous hosts. — Part II. *Goniodes.* — Proc. zool. Soc. Lond. (B) 110: 1—120.
— (1947): Mallophaga miscellany. — No. 4.I. Notes on the Goniodidae. — Ann. Mag. nat. Hist. 11 (14): 540—552.
— (1948): Relationships within the Sternidae as indicated by their mallophagan parasites. — Ibis 90 (1): 141—142.
— (1949): Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. — Evolution 3: 279—299.
— (1951): The Mallophaga as an aid to the classification of birds with special reference to the structure of feathers. — Proc. Xth intern. Ornith. Congr. (1950): 207—215.
— (1958): The Mallophaga of birds. — In: "Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des Vertébrés". — Publ. Un. int. Sci. biol. (B) 32: 120—158.
Darlington, P.J., Jr. (1970): A practical criticism of Hennig-Brundin "Phylogenetic Systematics" and Antarctic biogeography. — Syst. Zool. 19 (1): 1—18.
Eichler, W. (1941): Wirtsspezifität und stammesgeschichtliche Gleichläufigkeit (Fahrenholzsche Regel) bei Parasiten im allgemeinen und bei Mallophagen in besonderen. — Zool. Anz. 137: 254—262.
— (1966): Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals. — Syst. Zool. 15 (3): 216—218.
Friedmann, H. (1967): Evolutionary terms for parasitic species. — Syst. Zool. 16 (3): 175.
Futuyma, D.G., & G.C. Mayer (1980): Non-allopatric speciation in animals. — Syst. Zool. 29 (3): 254—271.
Goodwin, D. (1970): Pigeons and doves of the world. — Brit. Mus. (Nat. Hist.), Londres.
— (1978): Columbidae. — In: Snow, D.W. (Ed.): An atlas of speciation in African non-passerine birds, 204—220. — Brit. Mus. (Nat. Hist.), Londres.
Hennig, W. (1966, 1979): Phylogenetic systematics. — Urbana, U.S.A.
— (1981): Insect phylogeny. — Chichester.
Holmes, J.C., & P.W. Price (1980): Parasites communities: The roles of phylogeny and ecology. — Syst. Zool. 29 (2): 203—213.
Hopkins, G.H.A. (1942): The Mallophaga as an aid to classification of birds. — Ibis 14 (6): 94—106.
Inglis, W.G. (1971): Speciation in parasitic nematodes. — In: Dawes, B.: Advances in parasitology 9, 185—223.
Kéler, S. von (1939): Baustoffe zu einer Monographie der Mallophagen. II. Teil: Überfamilie der Nirmoidea. — Nova Acta leop. (n.F.) 8 (51): 1—254.
— (1958): The genera *Oxylipeurus* Mjöberg and *Splendoroffula* Clay and Meinertzhagen (Mallophaga). — Dt. ent. Z. (N.F.) 5 (3/4): 299—362.
Lakshminarayana, K.V. (1977): Factors involved in the host-specificity in Mallophaga sens. lat. (Phthiraptera: Insecta) infesting birds. — In: Ananthakrishnan, T.N.: Insects and host-specificity, 101—109. Inde.
Manter, H.W. (1940): The geographical distribution of digenetic trematodes of marine fishes of the Tropical American Pacific. — Allan Hancock Pacific Exped. 2 (16):

531—547.
— (1955): The zoogeography of trematodes of marine fishes. — Exp. Parasit. 4 (1): 62—86.
Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. — Cambridge.
— (1969): Principles of systematic zoology. — New York.
— (1978): Origin and history of some terms in systematic and evolutionary biology. — Syst. Zool. 27 (1): 83—88.
Price, P.W. (1977): General concepts on the evolutionary biology of parasites. — Evolution 31: 405—420.
Redi, F. (1668): Experienze intorno alla generazione degl'insetti. — Florence.
Rensch, B. (1959): Evolution above the species level. — Londres.
Ribeiro, H. (1976): Sobre as teorias da classificação biológica. — Col. "Natura" (n. sér.) 3: 1—24.
Salvadori, T. (1893): Catalogue of the Columbae, or pigeons, in the collection of the British Museum (Catalogue of birds, vol. XXI). — Londres.
Scharf, W.C., & R.D. Price (1977): A new subgenus and two new species of *Amyrsidea* (Mallophaga: Menoponidae). — Ann. ent. Soc. Amer. 70 (5): 815—821.
Séguy, E. (1944): Faune de France. 43. Insectes ectoparasites (Mallophages, Anoploures, Siphonaptères). — Paris.
Simpson, G.G. (1949): Essay-review of recent works on evolutionary theory by Rensch, Zimmermann, and others. — Evolution 3 (2): 178—184
— (1953): The major features of evolution. — New York.
— (1962): Principles of animal taxonomy. — New York.
— (1971): Princípios de taxonomia animal (trad. F. A. Ilharco). — Lisbonne.
Tendeiro, J. (1959): Études sur les Mallophages. Sur deux espèces et trois sous-espèces nouvelles du genre *Columbicola* Ewing, parasites de Columbidés africains. — Bol. cult. Guiné port. 14 (56): 669—699.
— (1962—1965): Estudos sobre Malófagos. Revisão monográfica do género *Columbicola* Ewing (Ischnocera, Philopteridae). — Lisbonne.
— (1965): Études sur les Mallophages. Le genre *Turturicola* Th. Clay et Meinertzhagen, 1937. — Rev. Est. ger. Univ. Moçamb. (4) 2: 1—56.
— (1967): Études sur les Mallophages. Clés pour le genre *Columbicola* Ewing, 1929. Observations additionelles, avec description de quatre espèces et une sous-espèce nouvelles. — Rev. Est. ger. Univ. Moçamb. (4) 4: 71—194.
— (1969): Estudos sobre Malófagos. Mais alguns dados sobre o género *Columbicola* Ewing, com descrição de uma espécie nova, *C. deboomi* n. sp., parasita de *Phapitreron leucotis* (Temminck). — Rev. Ciênc. vet. (Lourenço Marques), (A) 2: 279—311.
— (1971): Quelques relations mutuelles chez les Goniodidés (Mallophaga, Ischnocera) des Columbiformes. — Rev. Ciênc. vet. (Lourenço Marques), (A) 4: 155—174.
— (1972): Estudos sobre os Goniodídeos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes. X — Descrição do género *Patellinirmus* nov., para três espécies novas parasitas de Columbídeos do género *Hemiphaga* Bonaparte. — Rev. Ciênc. vet. (Lourenço Marques), (A) 5: 55—99.
— (1975): Goniodidés (Mallophaga, Ischnocera) parasites des Columbiformes: diagnose générique et position phylogénétique. — Garcia de Orta, Sér. Zool. (Lisbonne), 4 (1): 57—70.
— (1976): Estudos sobre os Goniodídeos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes: Género *Auricotes* Kéler, 1939. — Lisbonne.
— (1980): Estudos sobre os Goniodídeos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes: Género *Physconelloides* Ewing, 1927. — Lisbonne.
— (1980): Contribution à l'étude des Mallophages des Columbiformes africains. V. — Sur une collection de Mallophages (Insecta, Mallophaga) rencontrés sur des Columbiformes africains. — Ann. Mus. roy. Afr. centr., in-8°, Sci. zool. 232: 57—97.

— (1980): Études sur les Mallophages (Insecta, Mallophaga) des Galliformes de l'Afrique Centrale. I — Genre *Amyrsidea* Ewing, 1927. — Garcia de Orta, Sér. Zool. (Lisbonne), 9 (1—2): 81—104.

— (1981—82/1983): Études sur les Goniodidés (Mallophaga, Ischnocera) des Galliformes. II — Un nouveau genre, *Aurinirmus* nov., pour cinq espèces parasites des Megapodiidés. — Garcia de Orta, Sér. Zool. (Lisbonne) 10 (1—2): 115—124.

— (sous presse): Nouvelles études sur la systématique, la zoogéographie et l'écologie du genre *Columbicola* Ewing, 1929 (Mallophaga, Ischnocera).

— (sous presse): Estudos sobre os Goniodídeos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes. XXI — Novas observações sobre os géneros *Saussurites* Tendeiro, 1971, *Physconelloides* Ewing, 1927, *Auricotes* Kéler, 1939, *Coloceras* Taschenberg, 1882, *Nitzschiella* Kéler, 1939 e *Stephanius* Tendeiro, 1959.

Adresse de l'auteur: Prof. Dr. João Tendeiro, Centro de Zoologia, Rua da Junqueira 14, 1300 Lisboa, Portugal.